Zur Anatomie und Keimungsphysiologie heteromorpher Samen von Chenopodium album und Atriplex nitens

von

Henryk Baar.

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.
Nr. 53 der 2. Folge.

(Mit 2 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 6. Februar 1913.)

Die verschiedenen Fälle, in welchen Pflanzen ein und derselben Art morphologisch unterscheidbare Früchte oder Samen hervorbringen, wurden in neuester Zeit von E. Paglia (28) in fünf Klassen eingeteilt. Eine dieser Klassen bezeichnet er als Heterospermie und faßt hier alle diejenigen Fälle zusammen, wo eine Pflanzenart in ihren »Luftfrüchten« verschiedene Samen produziert, mögen diese Samen in ein und derselben Frucht oder auch in verschiedenen Früchten zur Ausbildung kommen. Man muß aber unter diesen heterospermen Pflanzen zwei Kategorien unterscheiden. Die erste würde alle Fälle umfassen, in welchen die Heterospermie von einer Heterocarpie begleitet wird. Ein Beispiel dafür liefert uns *Atriplex nitens* (auch *hortense*). Bei dieser Chenopodiacee lassen sich von einem fünfteiligen Perigon umgebene Früchte mit horizontal gestellten Samen und perianthlose, von zwei Vorblättern umhüllte Früchte mit vertikaler Samenstellung unterscheiden. In den verschiedenartigen Früchten gelangen Samen zur Ausbildung, welche ebenfalls merkliche Unterschiede aufweisen. Zur zweiten Kategorie wollen wir die heteromorphen Samen

zählen, welche in sonst gleichartigen Früchten entstehen. Verschiedenartige in ein und derselben Frucht sich ausbildende Samen wären auch dieser Kategorie beizufügen. Auch *Chenopodium album*, dessen dimorphe Samen ich weiter unten beschreiben werde, zeigt eine reine Heterospermie, welche nicht mit einer Heterocarpie verknüpft ist. Die Unterschiede zwischen den Samen von *Chenopodium album* sind nicht so bedeutend, daß sie bereits bei einer flüchtigen Betrachtung der trockenen Samen auffallen würden. Dies und auch die Tatsache, daß oft die eine Samenart weitaus überwiegt, erklärt es, daß bis jetzt dieser Dimorphismus übersehen wurde. Pavolini (29), der in seiner im Jahre 1910 erschienenen Arbeit alle bekannten Fälle der Heterocarpie, Amphicarpie und Heterospermie zusammenstellt, erwähnt ebenso wie Becker (3) *Chenopodium album* nicht. Hegi (21), der die Samen von *Chenopodium album* als »schwarz, glänzend, fast glatt« bezeichnet, beschreibt nur eine Samenart. Es ist auch nur die eine Art von Samen in seinem Werke abgebildet. In Harz's (20) »Landwirtschaftlicher Samenkunde« sind ebenfalls nur die Samen der einen Art beschrieben. Crocker (10), der Ungleichmäßigkeiten in der Quellung und Keimung der *Chenopodium*-Samen beobachtete, scheint, wie aus folgendem zu ersehen ist, nicht die beiden dimorphen Samen vor sich gehabt zu haben.[1]

»While in *Axyris* and *Xanthium* delayed or distributed germination is secured by peculiar seed coat characters of one form of the dimorphic seeds in *Abutilon Avicennae* and *Chenopodium album* the distributed germination is secured by a variation in the seed coat characters of similar[2] seeds.

Bei einer genaueren Betrachtung lassen sich die *Chenopodium album*-Samen mit Leichtigkeit in zwei Gruppen scheiden, die sich voneinander durch eine Reihe von Merkmalen unterscheiden. Während die Samen der einen Art, der Beschreibung von Harz und Hegi entsprechend, rund, von einer glänzend schwarzen und glatten Hülle umgeben sind, zeichnen sich die anderen durch eine flache, zugespitzte Gestalt und eine hellbraun gefärbte, mehr oder weniger matte Testa aus. Sie

---

[1] Ähnlich auch Nobbe und Hänlein (27).

[2] Von mir gesperrt.

besitzen auch durchschnittlich viel geringere Dimensionen. Es darf aber nicht unerwähnt bleiben, daß die Größe der Samen sehr variiert. Da die *Chenopodium*-Samen im reifen Zustande von einer häutigen, matten, feingekörnten und durchsichtigen Fruchtwand bedeckt sind, verleihen sie den Früchten ihre Farbe und es wird auf diese Weise eine Heterocarpie vorgetäuscht.

Noch auffallender werden die Unterschiede zwischen den beiden Formen der Samen bei der mikroskopischen Betrachtung des anatomischen Aufbaues. Die Flächenansicht zeigt uns, daß die Testa der schwarzen Samen aus mehr weniger isodiametrischen Zellen besteht, während die der hell gefärbten aus schmalen, nach einer Richtung gestreckten Zellen aufgebaut ist. Querschnitte lehren uns, daß die schwarze Samenschale zirka viermal so dick ist als die helle. Von einigen Messungen, die sich untereinander nur wenig unterschieden, führe ich hier eine an: Dicke der Testa des hellen Samens 15·6 μ, Dicke der Testa des schwarzen Samens 60 μ (vgl. hierzu Fig. 1 und 2). Während die Samenschalen uns Merkmale zeigen, die uns später beim Verständnis der Keimungsphysiologie behilflich sein werden, bieten die Embryonen und Perisperme keinerlei erwähnenswerte Unterschiede.

Viel deutlicher als im trockenen Zustande tritt der Dimorphismus hervor, wenn die Samen einige Stunden im Wasser gelegen sind. Die hellen Samen nehmen in dieser Zeit energisch Wasser auf, quellen auf und ihre helle Färbung sticht mit viel größerer Deutlichkeit von der schwarzen Farbe der anderen Samen ab. Diese bleiben im Wasser auch nach längerer Zeit anscheinend unverändert. Es wurde auch eine quantitative Bestimmung des durch die Samen aufgenommenen Wassers durchgeführt. Zu diesem Zwecke ließ ich eine abgewogene Menge heller und schwarzer Samen in viel überschüssigem Wasser durch 24 Stunden hindurch quellen. Beiderlei Samen befanden sich selbstverständlich nebeneinander unter den gleichen Temperaturverhältnissen.[1]

---

1 Nach van Tieghem und Bonnier (36) ist übrigens die von den Samen aufgenommene Wassermenge von der Temperatur unabhängig.

Vor der zweiten Wägung wurde das den Samen anhaftende Wasser durch Filtrierpapier entfernt. Es ergab sich, daß die hellen Samen in den 24 Stunden 82·14% ihrer Substanz an Wasser aufgenommen hatten, während die schwarzen Samen in derselben Zeit sich nur um 15·50% ihrer Substanz an Wasser bereicherten.

Läßt man die dimorphen *Chenopodium*-Samen bei einer Temperatur von zirka 20° C. 24 Stunden im Wasser liegen, so läßt sich noch ein beachtenswerter Unterschied erkennen. Bei den meisten der hellen Samen sieht man nämlich bereits die Radicula ausgetreten, während die schwarzen Samen nicht die geringste Spur einer Keimung zeigen. Durch eine Reihe von Versuchen, in welchen helle und schwarze Samen von *Chenopodium album* unter gleichen Bedingungen, im Lichte und verdunkelt, bei verschiedenen Temperaturen, zur Keimung auf feuchtem Filtrierpapier ausgelegt wurden, ist festgestellt worden, daß die hellen Samen sich durch eine bedeutend größere Schnelligkeit des Keimens auszeichnen als die schwarzen. Diese zeigen bei Zimmertemperaturen erst nach fünf Tagen die Anfänge einer Keimung, jene keimen unter diesen Bedingungen schon nach 18 bis 20 Stunden (vgl. Tabelle auf p. 25). Bei höheren Temperaturen (25 bis 28° C.) sind die Unterschiede nicht so groß, es kommt aber auch hier zu keinem Ausgleiche.

Aber nicht nur in der Geschwindigkeit der Keimung, auch in der Lichtempfindlichkeit weisen die dimorphen *Chenopodium*-Samen Unterschiede auf. Die hellen Samen verhalten sich in ihrer Keimung dem Lichte gegenüber ganz indifferent, die Keimung der schwarzen wird durch das Licht merklich begünstigt. Auf diese Tatsache habe ich bereits bei anderer Gelegenheit hingewiesen (1) und möchte sie an dieser Stelle durch ein Versuchsprotokoll belegen.

Versuchsobjekt: schwarze Samen von *Chenopodium album*. Versuchsbeginn: 23. Februar 1912. Dauer der Quellung: 29 Stunden. Substrat: feuchtes Filtrierpapier. Ort: Versuchsraum des Gewächshauses. Temperatur: 12 bis 20° C.

Zahl der verwendeten Samen: je 50.

	Datum				
	1. III.	4. III.	5. III.	7. III.	15. III.
Licht	10	20	24	24	26
Dunkel	1	8	12	17	17

Die Wirkung des Lichtes auf die Keimung der schwarzen Samen von *Chenopodium album* zeigte sich sowohl bei der wechselnden Temperatur des Gewächshauses als auch in Versuchen, welche in Thermostaten von konstanter Temperatur ausgeführt wurden.

Legen wir uns nun die Frage vor: Worauf sind die Unterschiede in der Keimungsphysiologie der dimorphen Samen von *Chenopodium album* zurückzuführen? Im besonderen: Wie ist der Keimverzug, den die schwarzen Samen den hellen gegenüber aufweisen, zu erklären? Die Umstände, welche bei günstigen Keimungsbedingungen im allgemeinen einen Keimverzug bewirken, sind sehr verschiedenartig. Mit Recht erwähnt da Wiesner (40) an erster Stelle die schwere Quellbarkeit der Samenschale. Es kann aber auch die Beschaffenheit des Embryos, eine ungenügende Durchlässigkeit der Samenhüllen für Sauerstoff, mechanische Hindernisse und endlich die Existenz von Hemmungsstoffen auf die Keimung retardierend einwirken.

Ein Beispiel für den letzten Fall liefert uns *Viscum album*. Durch Versuche mit *Lepidium sativum, Linum usitatissimum* und *Trifolium pratense* stellte Wiesner (41) fest, daß in dem die Mistelsamen umgebenden Viscinschleim Substanzen auftreten, welche die Keimung aufhalten.[1] Eine solche Möglichkeit kommt bei den *Chenopodium*-Samen nicht in Betracht. Einer exakten Überprüfung bedarf aber die Frage, ob der erschwerte Wasserzutritt oder die geringe Sauerstoffzufuhr die

[1] In neuester Zeit wurde dies von Heinricher (22) angezweifelt, Heinricher wiederholt aber die Versuche Wiesner's, welche für die Existenz von Hemmungsstoffen sprechen, nicht.

Verzögerung bewirken und ob auch Unterschiede in der Beschaffenheit der Embryonen in Betracht kommen.

Bei Berücksichtigung dessen, was wir über die Beschaffenheit der Testa und über die Wasseraufnahme gesagt haben, hat die erste Annahme am meisten Wahrscheinlichkeit für sich. Dazu kommt noch, daß die Erfahrungen über die Anaerobiose höherer Pflanzen nicht für die zweite Annahme sprechen. Schon Wieler (38) erbrachte den Beweis dafür, daß das optimale Wachstum bei einer Sauerstoffspannung vor sich geht, welche viel niedriger ist als die der normalen Atmosphäre entsprechende.[1] Nabokich (26) und Lehmann (25) zeigten, daß manche Pflanzen auch ohne Sauerstoff eine Zeitlang wachsen können, ja entgegen den älteren Untersuchungen von Th. de Saussure (30) ist festgestellt worden, daß auch eine Samenkeimung in sauerstofffreiem Raume möglich ist. Dies zeigte Godlewski (16) für in Zuckerlösungen getauchte Lupinensamen, Takahashi (35) für Reis und Crocker (11) für *Alisma Plantago* und *Eichhornia*. Da aber andrerseits ein höheres Sauerstoffbedürfnis und eine Rolle des Sauerstoffes beim Zustandekommen des Keimverzuges durch die Untersuchungen von Crocker (10) und Shull (33, 34) für *Xanthium*-Samen festgestellt wurde und da Becker (3) auf Grund seiner ausgedehnten Untersuchungen über die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies zum Schlusse gelangt, daß »die Wirkung des Schälens meist weniger auf der Erleichterung des Wasserzutritts.... als auf der Erleichterung des Sauerstoffzutritts« beruhen dürfte, fühlte ich mich zur Ausführung der im folgenden angegebenen Versuche veranlaßt.

I. Versuchsreihe: Die schwarzen Samen von *Chenopodium album* wurden durch Abfeilen von der Testa befreit und nachher auf feuchtem Filtrierpapier ausgelegt. Bereits an dem auf den Versuchsbeginn folgenden Tage waren mehrere

---

[1] Wenn auch Jaccard (24) bei derartigen Versuchen dem Luftdrucke an und für sich auch, Schaible (31) nur diesem eine Rolle bei der Wachstumsbeschleunigung zuschreibt, so bleibt doch die Tatsache bestehen, daß bei Gegenwart geringerer Sauerstoffmengen das Wachstum besser vor sich gehen kann.

Keimungen zu verzeichnen. Die Zahl der am Schlusse vorhandenen Keimlinge betrug manchmal 100 %, gewöhnlich aber nur 60 bis 70 %. Letzteres ist darauf zurückzuführen, daß mehrere Samen beim Anfeilen stark beschädigt wurden. Aus diesem Versuche war noch nicht mit voller Bestimmtheit der Schluß zu ziehen, daß es die Samenschale ist, welche den Keimverzug bei den schwarzen Samen bewirkt. Es lag noch die Möglichkeit vor, daß beim Anfeilen ein Reiz auf den Embryo ausgeübt wurde, welcher eine Beschleunigung der Keimung bewirkte. Dagegen spricht aber: 1. daß sich die Wirkung des Abfeilens nicht durch einen anderen Reiz, wie ihn z. B. die Wasserstoffionen liefern (vgl. 14 und 1), ersetzen läßt; 2. daß es nicht notwendig ist, die Samenschale vollständig zu entfernen, um einen Ausgleich in der Keimgeschwindigkeit zwischen den hellen und den schwarzen Samen zu erzielen; dasselbe wird auch durch ein schwaches Anfeilen erreicht, wobei die Feile mit dem Embryo gar nicht in Berührung kommt. Ganz entkräftet wird der Einwand durch folgenden Versuch: Es wurde bei schwarzen Samen die Testa angefeilt. Ein Teil der Samen (I) wurde wie gewöhnlich auf feuchtes Filtrierpapier ausgelegt, beim anderen Teil (II) wurde die angefeilte Stelle mit einer Schicht Kakaobutter bedeckt. Würde es sich beim Anfeilen um eine Reizwirkung handeln, dann müßte in beiden Fällen eine gleiche Beschleunigung der Keimung eintreten. Das Ergebnis des Versuches zeigt die folgende Tabelle.

Versuchsbeginn: I. 27. Dezember 1912; II. 30. Dezember 1912.
Ort: Versuchsraum des Gewächshauses; Temperatur 6 bis 14° C.

Zahl der verwendeten Samen: je 30.

	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	8. Tag	10. Tag	12. Tag
I.	16	26	30	—	—	—	—	—
II.	0	0	0	6	8	10	12	13

Es wird also der Keimverzug durch die Beschaffenheit der Samenschale bewirkt.

Zu entscheiden bleibt noch die Frage, ob geringer Sauerstoffzutritt oder geringe Wasserzufuhr das ausschlaggebende ist. Zur ersten Annahme wären wir selbstverständlich nur dann berechtigt, wenn es sich erweisen würde, daß die Samen von *Chenopodium album* mit geringen Sauerstoffmengen bei der Keimung nicht auskommen oder einen Keimverzug aufweisen.

II. Versuchsreihe. Helle Samen von *Chenopodium album*, schwarze unangefeilte und schwarze angefeilte wurden in Schälchen auf feuchtem Filtrierpapier ausgelegt. Die Schälchen wurden in einen Exsikkator gebracht, auf dessen Boden eine größere Menge Wasser sich befand. Der Exsikkator wurde luftdicht abgeschlossen und der Druck mittels einer Wasserstrahlpumpe auf 14 *cm* gebracht. Wenn wir von dieser Zahl die Dampftension des Wassers 1·1162 *cm* subtrahieren, erhalten wir den Wert 12·8838 *cm*. Dem entspricht ein Partiärdruck des Sauerstoffes von 2·58 *cm*. Es muß hier bemerkt werden, daß das Ergebnis eines solchen Versuches nur auf die vorhandene Sauerstoffmenge zurückzuführen ist, denn der luftverdünnte Raum an und für sich hat keine Wirkung[1] (vgl. 38 und 31). Der Verlauf der Keimung war ein ganz normaler. Der auf zirka $^1/_6$ reduzierte Sauerstoffgehalt des Raumes bewirkte keinen Keimverzug. Immerhin stand aber in diesem Versuche den Samen eine relativ große Menge Sauerstoff zur Verfügung.

III. Versuchsreihe. Anstatt der mechanischen Verdünnung der Luft wurde in diesem Falle eine in der Bakteriologie für die anaerobe Zucht von Mikroorganismen viel gebrauchte Methode angewandt: der Sauerstoff wurde durch eine alkalische Pyrogallollösung absorbiert. Für die Versuche wurden wieder helle, schwarze unangefeilte und schwarze angefeilte Samen verwendet. Das Schälchen mit den Samen auf feuchtem Filtrierpapier und ein Vogelgläschen von 60 cm^3 Inhalt, mit alkalischer Pyrogallollösung gefüllt, kamen auf eine matte Glasscheibe zu stehen und wurden mit einer Glasglocke von 800 cm^3 Inhalt bedeckt. Der Raum wurde sorgfältig mit Vaselin

[1] Betreffs der Keimung gibt Schaible dasselbe an.

und Paraffin abgeschlossen. Bei der energischen Absorption des Sauerstoffes durch die alkalische Pyrogallollösung konnten in dem Raume nach kurzer Zeit nur mehr Spuren von Sauerstoff vorhanden sein. Aber schon diese Spuren reichten dazu aus, den hellen Samen und den abgefeilten schwarzen eine ebenso rasche Keimung wie in normaler Atmosphäre zu ermöglichen.[1] Ganz anders verhielten sich aber die intakten schwarzen Samen unter den angeführten Versuchsbedingungen. Sie keimten entweder überhaupt nicht oder es traten nur ganz vereinzelte Keimungen auf. Von Wichtigkeit ist auch die Tatsache, daß die Keimfähigkeit dabei nicht beeinträchtigt wird. Wurden die Samen nach drei Wochen in atmosphärische Luft übertragen, so traten bereits nach wenigen Tagen mehrere Keimungen auf. Eine Erklärung für das Verhalten der intakten schwarzen Samen ist leicht. Man muß nur berücksichtigen, daß bei ihnen die Wasseraufnahme durch die dicke Testa erschwert wird. Während nun die erschwerte Wasseraufnahme allein nur einen Keimverzug, die geringe Sauerstoffzufuhr aber an und für sich wirkungslos ist (dies ist sowohl aus den oben angeführten als auch aus den im folgenden zu besprechenden Versuchen zu ersehen), wirken beide zusammen dahin, daß die Keimung überhaupt unterbleibt.

IV. Versuchsreihe. Schwarze Samen von *Chenopodium album*, von denen die Samenschale entfernt wurde, wurden in ausgekochtem Wasser untergetaucht. In einem Teil der Versuche wurde außerdem das Wasser mit einer Schicht Öl bedeckt. Trotzdem sich die Samen in diesen Versuchen in einem äußerst sauerstoffarmen Medium befanden, war bei vielen ein Austreten der Radicula, respektive ihre Verlängerung deutlich zu sehen. Diese Erscheinungen können nicht durch bloße Quellung erklärt werden, sie müssen vielmehr als Keimung bezeichnet werden.

Nicht nur das Verhalten der Samen im sauerstoffarmen Medium, auch Versuche in reinem Sauerstoffgase sprechen

---

[1] Ob die Samen von *Chenopodium album* zu einer anaeroben Keimung befähigt sind, indem sie z. B. die nötige Energie bei der intramolekularen Atmung gewinnen würden, kann auf Grund dieser Versuche nicht entschieden werden.

dafür, daß nicht die verringerte Sauerstoffzufuhr den Keimverzug bewirkt.

V. Versuchsreihe. Schwarze und helle Samen wurden auf feuchtem Filtrierpapier ausgelegt. Die mit den Samen beschickten Schalen wurden in einen gut nach außen abgeschlossenen Raum gebracht, in welchen Sauerstoff so lange eingeleitet wurde, bis das entweichende Gas Sauerstoffreaktion zeigte. Da in diesen Versuchen in gleichen Zeitabschnitten viel mehr Sauerstoff durch die Testa diffundierte als in Versuchen in atmosphärischer Luft, so müßte, falls die Sauerstoffzufuhr eine Bedeutung beim Zustandekommen des Keimverzuges hätte, ein Ausgleich in der Schnelligkeit des Keimens oder eine Beschleunigung der Keimgeschwindigkeit eintreten. Dies war aber nicht der Fall, es konnte kein Unterschied zwischen dem Verlaufe der Keimung in reinem Sauerstoffgase und in atmosphärischer Luft festgestellt werden.

VI. Versuchsreihe. Die schwarzschaligen Samen wurden auf einer Seite angefeilt und mit der intakten Seite nach oben auf Wasser schwimmen gelassen. In diesem Versuche wurde also nur der Wasserzutritt erleichtert, nicht aber der des Sauerstoffes, da die angefeilte Seite des Samens nur mit dem sauerstoffarmen Medium—Wasser—in Berührung war. Das Ergebnis war ganz das gleiche wie in jenem Falle, wo von der Testa befreite Samen den gewöhnlichen Keimungsbedingungen ausgesetzt waren.

Nach alldem glaube ich, zu folgendem Schlusse berechtigt zu sein: Die Unterschiede in der Schnelligkeit des Keimens zwischen hell- und schwarzschaligen Samen von *Chenopodium album* sind auf Unterschiede im Bau der Testa zurückzuführen, und zwar auf die damit zusammenhängende verschieden schnelle Wasseraufnahme.

Es sei aber gleich bemerkt, daß trotzdem auch Unterschiede in der Konstitution der Embryonen bestehen können, ja daß solche wahrscheinlich vorhanden sind. Dafür spricht das verschiedene Verhalten dem Lichte gegenüber. Dieses kann aber, wenn auch Beziehungen zwischen Vorhandensein von Hüllen und Lichtempfindlichkeit von Gassner (15) konstatiert

wurden, nicht in der Beschaffenheit der Samenschale seine Erklärung finden (vgl. 1).

Im Anschlusse an *Chenopodium album* habe ich auch einige Versuche mit *Atriplex nitens* ausgeführt. Die verschiedenartigen Samen dieser Pflanze sind bereits lange bekannt und auch ihre Keimung wurde mehrmals studiert. Ich brauche nur die Arbeiten von Clos (7), Scharlock (32) und Becker (3) zu erwähnen. Außer den schon erwähnten dimorphen Samen entwickeln sich bei Atriplex noch schwarze, vertikal gestellte Samen in perianthlosen, von zwei Vorblättern umgebenen Blüten.[1] Ich verwendete zu meinen Versuchen nur die letzteren und die großen, hellen Samen, und zwar wollte ich entscheiden, ob der Keimverzug, den die schwarzen Samen aufweisen, eine ähnliche Ursache hat wie bei *Chenopodium*.[2] Es wurden zu diesem Zwecke, ähnlich wie bei *Chenopodium*, helle und angefeilte schwarze Samen in ausgekochtem Wasser untergetaucht und zum Teil mit Öl bedeckt. Im Gegensatze zu *Chenopodium* unterblieb aber hier die Keimung sowohl in dem einen wie auch im anderen Teil der Versuche. Es war jedoch auffallend, daß das Wasser durch Substanzen, welche auf dem Wege der Exosmose aus den Samen ausgeschieden wurden, stark getrübt war. Der Gedanke lag nahe, daß es nicht der Sauerstoffmangel sei, welcher den untergetauchten *Atriplex*-Samen die Keimung unmöglich macht, sondern ein aus den Samen ausgeschiedener Hemmungsstoff. Um der Frage näher zu treten, wurden Samen von *Amarantus caudatus* und *atropurpureus*, von welchen ich wußte, daß sie, unter Wasser getaucht, gut keimen, teils in reinem Wasser untergetaucht, teils in einem Wasser, in welchem *Atriplex*-Samen längere Zeit[3] gelegen waren. Die letzteren

[1] Becker (3) beschreibt außerdem noch in zwittrigen und weiblichen Blüten mit Perianth zur Entwicklung kommende, teils vertikal, teils horizontal gestellte gelbbraune Samen.

[2] Becker selbst scheint den bereits zitierten, allgemein gefaßten Satz aus der Zusammenfassung seiner Arbeit auf *Atriplex* nicht ausdehnen zu wollen. Dafür spricht folgende Bemerkung: ».... nachdem sie alle vorher mit einer Feile angeritzt und sie dadurch einer gleichmäßigeren Einwirkung des Wassers unterworfen worden waren.«

[3] Dies ist notwendig, weil die Exosmose in der ersten Zeit schwach ist.

keimten entweder überhaupt nicht oder aber viel langsamer und in einem bedeutend geringeren Prozentsatz. Man könnte wohl einwenden, daß es sich hier um Stoffe handeln kann, welche bei der Fäulnis der infolge Sauerstoffmangels abgestorbenen Samen entstehen. Dies ist aber nicht der Fall. Samen, welche 3 Wochen in Wasser untergetaucht, unter Ölabschluß, verweilt haben, erwiesen sich als vollständig keimfähig. Es findet also eine Ausscheidung aus noch keimfähigen Samen statt. Diese Versuche sind aber weit entfernt, die Existenz von aus *Atriplex*-Samen ausgeschiedenen Hemmungsstoffen zu beweisen, da sie nicht steril ausgeführt wurden. Die Frage soll zum Gegenstande einer speziellen Untersuchung gemacht werden. Immerhin dürfen wir den Schluß ziehen, daß das Ausbleiben der Keimung bei untergetauchten Samen noch nicht ein höheres Sauerstoffbedürfnis beweist. Es mußte also zu einer anderen Methodik gegriffen werden. Ähnlich wie es bei der III. Versuchsreihe mit *Chenopodium album* beschrieben wurde, habe ich auch für helle und für angefeilte schwarze Samen von *Atriplex nitens* durch alkalische Pyrogallollösung eine sauerstoffarme Atmosphäre hergestellt. Die Samen keimten unter diesen Bedingungen ganz normal. Durch Einbringen der Samen in reine Sauerstoffatmosphäre konnte ich ebensowenig wie Becker eine Beschleunigung der Keimung erzielen. Schon diese Tatsachen sprechen dafür, daß es nicht ein erschwerter Sauerstoffzutritt ist, welcher den Keimverzug bewirkt. Dazu kommt noch, daß die hellen Samen, welche eine viel dünnere Testa besitzen als die schwarzen[1] (vgl. Abb. 3 und 4), auch bedeutend energischer Wasser aufnehmen. In 22 Stunden haben helle Samen 58·33% ihrer Substanz an Wasser aufgenommen, die schwarzen nur 13·04%. Es ist also sehr wahrscheinlich, daß auch bei *Atriplex* der Keimverzug durch eine erschwerte Wasseraufnahme bedingt ist.

[1] Messungen ergaben für die Dicke der Samenschalen beider Samen folgende Werte: helle Samen 12·5 μ, schwarze Samen 50 μ. Außer der verschiedenen Dicke weisen die Samenschalen noch andere Unterschiede auf. Die gestreckten, unregelmäßig wellig begrenzten Zellen der hellen Samenschale besitzen glatte Wände, die isodiametrischen Zellen der schwarzen Samenschale haben mit leistenförmigen Verdickungen versehene Wände. Die sonstigen Unterschiede sind aus dem Vergleiche der Fig. 3 und 4 zu ersehen.

Bis jetzt haben wir die Frage noch nicht berührt, ob auch in den weiteren Entwicklungsstadien zwischen *Chenopodium*- und *Atriplex*-Pflanzen, welche aus verschiedenartigen Samen hervorgegangen sind, Unterschiede bestehen. Kulturversuche, welche diese Frage entscheiden sollten, wurden bereits vor vier Jahren von Herrn Prof. Dr. H. Molisch mit *Atriplex nitens* ausgeführt. Die Resultate dieser Versuche, die Herr Prof. Dr. H. Molisch samt den damit zusammenhängenden Notizen und Photographien mir zu überlassen die Güte hatte, sollen hier kurz wiedergegeben werden.

Die Unterschiede in den Keimpflanzen sind, was die Größe anbelangt, in die Augen springend. In der folgenden Tabelle sind die Ergebnisse einer am 14. Mai 1909 an zirka einen Monat alten Pflänzchen ausgeführten Messung zusammengestellt.

Die Pflanzen kultiviert 19. IV.—14. V. 1909	Aus hellen Samen gezogene Pflanzen	Aus schwarzen Samen gezogene Pflanzen
Länge der Cotyledonen.	40 *mm*	19 *mm*
Breite der Cotyledonen.	7	4
Länge der Primordialblätter	28	15
Breite der Primordialblätter	12	6

Deutlich sind auch die Unterschiede auf der Photographie (Fig. 6) zu sehen, welche uns einen Monat alte (vom 3./IV. bis 1./V. 1909) Pflänzchen zeigt. Links sind die aus schwarzen, kleinen Samen[1] gezogenen Keimlinge, rechts die aus großen, hellen dargestellt. Aber nicht nur in den ersten Entwicklungsstadien, auch bei älteren Pflanzen sind deutliche Unterschiede zwischen aus schwarzen und aus hellen Samen gezogenen Pflanzen zu bemerken. Bei Pflanzen, welche im Freiland gezogen wurden, waren die Unterschiede besonders groß. Am 24./VI. 1909 wurden je zwölf aus hellen und aus

[1] Auch für diese Versuche wurden nur Samen aus perianthlosen, von zwei Vorblättern umhüllten Blüten verwendet.

schwarzen Samen kultivierte, über zwei Monate alte Pflanzen gemessen. Die Länge der Stengel betrug bei den ersten durchschnittlich 67·75 *cm*, bei den letzteren 33·66 *cm*. Fig. 7 zeigt uns die an diesem Tage photographierten Pflanzen. Gleichzeitig wurden Pflanzen in Töpfen gezogen. Hier waren, wie aus Fig. 8 zu ersehen ist, die Unterschiede nicht so groß. Langsam kam es aber immer zu einem Ausgleiche. Merkwürdigerweise kommen zu den Größenunterschieden noch Unterschiede in der Farbe der Blätter hinzu. Aus den schwarzen Samen entwickelten sich gelblich-, aus den hellen bläulichgrüne Pflanzen. Im übrigen waren keine morphologischen Unterschiede zu bemerken und alle Pflanzen brachten beiderlei Samen hervor, gleichgültig ob sie aus den hellen, großen oder aus den schwarzen, kleinen Samen gezogen wurden. Ganz andere Resultate ergaben meine Kulturen von *Chenopodium album*. Weder in der ersten Zeit noch im Zustande der Fruchtreife konnten merkliche Unterschiede zwischen den Pflanzen beobachtet werden. Es entwickelten sich aus beiderlei Samen ganz gleiche Pflanzen, auf welchen die beiden Samenarten ganz regellos verteilt waren (vgl. Fig. 5).

Diese Differenz im Verhalten von *Chenopodium album* und *Atriplex nitens* wird uns verständlich, wenn wir bedenken, daß zwischen den beiden Samenarten von *Atriplex nitens* bedeutende Größenunterschiede bestehen, was bei *Chenopodium album* nicht der Fall ist. Dies ist aber, wie Battandier (2) zeigte, von großem Einflusse auf die Entwicklung der Pflanzen.[1]

»De ces semis et d'autres analogues, je crois pouvoir tirer cette conclusion générale, bien naturelle, que parmi les fruits polymorphes, ceux qui ont les plus grosses graines, donnent les plants les plus vigoureux.«

Zuletzt sei noch die Frage nach der biologischen Bedeutung des Heteromorphismus der Samen von *Chenopodium* und *Atriplex* kurz berührt. Auf Grund der früher mitgeteilten Beobachtungen und in Anlehnung an ältere Untersuchungen, beson-

---

[1] Auch in Grisebach's (18) Kulturen von Cardamine chenopodiifolia eilten die Keimpflanzen aus den Erdfrüchtchen den übrigen im Wachstum voraus. In den Erdfrüchten befinden sich aber nur zwei Samen. Diese Samen haben also günstigere Entwicklungsbedingungen. Vgl. auch Burgerstein's Arbeit (6).

ders die von Crocker, kann folgendes gesagt werden. Die verschiedenartigen Samen der genannten Pflanzen sind, vom ökologischen Standpunkte betrachtet, als eine ähnliche Einrichtung zu bezeichnen, wie z. B. rasch keimende Konidien einer- und Dauersporen andrerseits bei Pilzen. Becker teilt mit, daß die langsamer keimenden Samen länger ihre Keimfähigkeit bewahren als die schnell keimenden. Dasselbe konnte ich bei *Atriplex* beobachten. Wir sahen ferner, daß die schwarzschaligen *Chenopodium*-Samen im sauerstoffarmen Medium gar nicht auskeimen, ohne ihre Keimfähigkeit zu verlieren. In der Natur befinden sich die Samen gewiß oft unter ähnlichen Bedingungen.[1] Das ist der Fall, wenn sie in tiefere Bodenschichten geraten. Zur Keimung kommen sie erst, wenn sie in die Nähe der Bodenoberfläche gelangen. Auf diese Weise kann die Art an einem Standorte ungünstige Lebensbedingungen überdauern. Andererseits besitzen die hellen Samen die für die Pflanze nützliche Eigenschaft des raschen Keimens. In anderen Fällen des Heteromorphismus erscheinen gewiß andere ökologische Deutungen viel plausibler. Man vergleiche die diesbezüglichen Äußerungen von Huth (23), Grisebach (18), Paglia (28) u. a.

Zusammenfassung.

In der vorliegenden Arbeit werden dimorphe Samen von *Chenopodium album* beschrieben. Außer Unterschieden im äußeren Aussehen wurden auch Unterschiede im Bau, besonders in der Dicke der Samenschale festgestellt. Im Zusammenhange damit steht eine verschieden rasche Wasseraufnahme. Es wurde ferner bewiesen, daß der Keimverzug, den die eine (schwarze) Samenart aufweist, auf die Beschaffenheit der Samenschale zurückzuführen ist. Das Ausschlaggebende dabei ist, wie man aus einer Reihe von Versuchen ersehen kann, nicht der geringe Sauerstoffzutritt, sondern die schwächere Wasseraufnahme. Dem Lichte gegenüber verhalten sich die dimorphen Samen verschieden, und zwar zeigen nur die schwarzen Samen eine Begünstigung der Keimung durch das Licht.

---

[1] Vgl. Wiesner's Biologie und Becquerel (4).

Bezüglich des Keimverzuges ergaben Versuche mit *Atriplex nitens* das gleiche wie Experimente mit *Chenopodium album*. Auch in dem feineren Aufbau unterscheiden sich die beiden Samenarten von *Atriplex nitens*. Die Unterschiede sind, was die Dicke der Samenschalen anbelangt, ähnlich wie bei *Chenopodium* (vgl. p. 32; Fig. 3 und 4).

Ein mit *Atriplex nitens* gemachter Versuch scheint dafür zu sprechen, daß aus den Samen dieser Pflanze Stoffe in das Medium (Wasser) hinausdiffundieren, welche keimungshemmend wirken.

Die Arbeit bringt auch Resultate von Kulturversuchen mit *Atriplex nitens,* welche von Herrn Prof. Dr. H. Molisch ausgeführt wurden. Diese ergaben, daß aus verschiedenartigen Samen gezogene Pflanzen sowohl in den ersten Entwicklungsstadien als auch in späterem Zustande beträchtliche Größenunterschiede, aber keine morphologischen Unterschiede aufweisen. Im Gegensatze dazu entwickelten sich in meinen *Chenopodium*-Kulturen aus beiderlei Samen gleich kräftige Pflanzen. Das verschiedene Verhalten von *Atriplex nitens* und *Chenopodium album* wurde mit der Tatsache in Beziehung gebracht, daß die verschiedenartigen Samen jener Pflanze auch beträchtliche Größenunterschiede aufweisen, was bei dieser nicht der Fall ist. Sowohl bei *Atriplex* als auch bei *Chenopodium* zeigte sich, daß die Pflanzen immer, gleichgültig aus welcher Samenart sie gezogen wurden, beiderlei Samen zur Entwicklung brachten.

Herrn Prof. Dr. Hans Molisch bin ich für die Förderung der Arbeit zu großem Danke verpflichtet. Auch Herrn Prof. Dr. Oswald Richter spreche ich für seine Hilfe den verbindlichsten Dank aus.

Literaturverzeichnis.

1. Baar, Über den Einfluß des Lichtes auf die Samenkeimung und seine Abhängigkeit von anderen Faktoren. (Diese Sitzungsberichte, Bd. CXXI, 1912.)
2. Battandier, Sur quelques cas d'heteromorphisme. (Bull. soc. bot. de France, XXX, p. 238—244 [1883].)

3. Becker, Über die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies. (Beihefte zum Bot. Zbl, XXIX, I, p. 21—143 [1912].)
4. Becquerel, Recherches sur la vie latente des graines. (Annales des sciences naturelles, Botanique, IX, 5, p. 193—320 [1907].)
5. Böhm, Über das Keimen von Samen in reinem Sauerstoffgase. (Diese Sitzungsberichte, Bd. LXVIII, 1873.)
6. Burgerstein, Bohnenpflanzen aus großen und aus kleinen Samen erzogen. (Verhandl. der k. k. Zool.-bot. Ges. in Wien, 1912, p. 17—18.)
7. Clos, Les graines de l'Atriplex hortensis et de leur germination. (Bull. soc. bot. de France, IV, p. 441—444 [1857].)
8. Cohn, Beiträge zur Physiologie des Samens. (Flora, 9. Reihe, VII. Jahrg., II. Bd., p. 481—493 und 497—512 [1849].)
9. Correns, Das Keimen der beiderlei Früchte der Dimorphoteca pluvialis. (Ber. der Deutsch. bot. Ges., 1906, p. 173—176.)
10. Crocker, Role of seed coats in delayed germination. (The Bot. Gaz., XLII, p. 265—291 [1906].)
11. — Germination of seeds of water plants. (The Bot. Gaz., XLIV, p. 375—380 [1907].)
12. Ernst, Das Keimen der dimorphen Früchtchen von Synedrella nodiflora. (Ber. der Deutsch. bot. Ges., XXIV, 450—458 [1906].)
13. Detmer, Vergleichende Physiologie des Keimungsprozesses der Samen. Jena, 1880, p. 210 ff.
14. Fischer, Wasserstoff und Hydroxylionen als Keimungsreize. (Ber. der Deutsch. bot. Ges., XXV, p. 108—122 [1907].)
15. Gassner, Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes und des Temperaturwechsels auf die Keimung von Chloris ciliata. (Jahrb. der Hamb. Wiss. Anstalt, XXIX, 1911, 3. Beiheft: Arbeiten der bot. Staatsinstitute, 1912).
16. Godlewski, Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der intramolekularen Atmung der Pflanzen. (Extr. du Bull.

de l'Acad. de sc. de Cracovie; Cl. de sc. mat. et nat., Mars 1904.)

17. Godlewski i Polzeniusz, O śródcząsteczkowem oddychaniu nasion pogrążonych w wodzie i tworzeniu się w nich alkoholu. (Kraków, Nakładem Akademii umiejętności 1901.)

18. Grisebach, Dimorphismus der Fortpflanzungsorgane von Cardamine chenopodiifolia. Ein Beitrag zur Theorie der Befruchtung (Bot. Ztg., XXXVI, p. 723 bis 728 [1878].)

19. Hänlein, Über Keimkraft von Unkrautsamen. (Landw. Versuchsstat., 25 [1880].)

20. Harz, Landwirtschaftliche Samenkunde, II, p. 1100.

21. Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. III, p. 210 bis 260.

22. Heinricher, Samenreife und Samenruhe der Mistel (Viscum album L.) und die Umstände, welche die Keimung beeinflussen. (Diese Sitzungsberichte, Bd. XXI, 1912.)

23. Huth, Sammlung naturw. Vorträge, III, Bd. Über geocarpe, amphicarpe und heterocarpe Pflanzen.

24. Jaccard, Influence de la pression de gaz sur le développement de vegetaux. (Extr. de la Revue Géneral de Bot., T. V, p. 289 ff. [1893].)

25. Lehmann, Zur Kenntnis des anaeroben Wachstums höherer Pflanzen. (Jahrbuch für wiss. Bot., begr. v. Pringsheim, Bd. 49, p. 61—90 [1911].)

26. Nabokich, Zur Physiologie des anaeroben Wachstums höherer Pflanzen. (Beih. zum Bot. Zbl., XIII, I, p. 272 bis 332 [1903].)

27. Nobbe und Hänlein, Über die Resistenz der Samen gegen äußere Faktoren. (Landw. Versuchst., 20, [1877].)

28. Paglia, L'eterocarpia nel regno vegetale. (Ann. di Bot., 8, p. 175—190 [1910].)

29. Pavolini, Contributo allo studio della eterocarpia. (Bull. d. soc. bot. ital., IX, p. 138—146 [1910].)

30. Saussure, Chemische Untersuchungen über die Vegetation, I, 1804. (Aus Oswald's Klassiker der exakten Wiss., 15 [1890].)
31. Schaible, Physiologische Experimente über das Wachstum und die Keimung einiger Pflanzen unter vermindertem Luftdruck. Inaug. Disser., Heidelberg.
32. Scharlock, Über die dreifach gestalteten Samen von Atriplex nitens. (Bot. Ztg., XXXI, p. 317—319 [1873].)
33. Shull, Oxygen pressure and the germination of Xanthium seeds. (The Bot. Gaz., XLVIII, p. 387—390., [1909].)
34. — The oxygen minimum and the germination of Xanthium seeds. (Ebenda LII, p. 453—477 [1911].)
35. Takahashi, Is germination possible in absence of air. (Bull. Coll. Agr. Tokyo, 1905; Ref.: Bot. Zbl. 1905, II. p. 4.)
36. Van Tieghem et Bonnier, Recherches sur la vie ralentie et sur la vie latente, I. et II. (Bull. soc. bot. de France, T. XXVII, p. 83—88 und 116—123 [1880].)
37. Volkens, Chenopodiaceen. (In Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam., Bd. III, 1 *a*).
38. Wieler, Die Beeinflussung des Wachstums durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffes. (Unters. aus d. Bot. Inst. Tübingen, I, 1881—1885.)
39. — Wachstum ohne Sauerstoff. (Beih. zum Bot. Zbl., 1903, p. 431—436).
40. Wiesner, Biologie der Pflanzen, II. Aufl., Wien, 1902.
41. — Photometrische Mitteilungen aus Buitenzorg IV. Vergleichende physiol. Studien über die Keimung europäischer und tropischer Arten von Viscum und Loranthus. (Diese Sitzungsberichte, Bd. CIII, 1894.)

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Teil eines Querschnittes durch einen hellen Samen von *Chenopodium album* mit der Samenschale *T*. Vergr. 325.

Fig. 2. Teil eines Querschnittes durch einen schwarzen Samen von *Chenopodium album* mit der Samenschale *T*. Vergr. 325.

Fig. 3. *Atriplex nitens*. Teil eines Querschnittes durch einen hellen Samen mit der Samenschale *T*. In dieser Figur ist auch die Fruchtwand *P* eingezeichnet. *Ch* = Chlorophyllkörner. Nach einem Präparate etwas schematisiert. Vergr. 325.

Fig. 4. *Atriplex nitens*. Teil eines Querschnittes durch einen schwarzen Samen mit der Samenschale *T*. (Ohne Pericarp.) Vergr. 325.

Fig. 5. *Chenopodium album*. Eingesetzt am 20./VI. 1912, photographiert Ende Oktober 1912. Links aus hellen, rechts aus schwarzen Samen gezogene Pflanzen.

Tafel II.

Fig 6. Keimlinge von *Atriplex nitens*. Ausgesät am 3./IV. 1909, photographiert am 1./V. 1909. Rechts Keimlinge aus schwarzen Samen, links Keimlinge aus hellen Samen.

Fig. 7. *Atriplex nitens*. Am 14./IV. 1909 auf einem Beete ausgesät, am 24./VI. 1909 photographiert. Rechts aus hellen, links aus schwarzen Samen.

Fig. 8. *Atriplex nitens*. Gleichzeitig mit den vorigen Pflanzen ausgesät und kultiviert. Rechts aus schwarzen, links aus hellen Samen gezogene Pflanzen.

(Die Fig. 6 bis 8 beziehen sich auf Kulturversuche von Herrn Prof. Dr. Molisch mit *Atriplex nitens*, welche auf p. 33—34 genau geschildert wurden.)